Allometrie und Systematik. Z. Säugetierkunde, 26. – SCHUMANN, H. (1913): Gayal und Gaur und ihre gegenseitigen Beziehungen; Diss. Halle.

Anschrift des Verfassers: Dr. HERWART BOHLKEN, Kiel, Institut für Haustierkunde, Neue Universität

Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden

Von DIETER BÄHRENS

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor: Professor Dr. Wolf Herre

Eingang des Ms. 24. 2. 1961

Seit langem schon ist bekannt, daß zwischen kleinen und großen Tieren gleichen oder ähnlichen Typs wesentliche Proportionsunterschiede bestehen können. Sie sind größenbedingt und werden innerhalb einer Art naturgemäß besonders deutlich, wenn eine starke Größenvariabilität vorliegt. Dies ist in besonderem Maße beim nordamerikanischen Nerz (*Mustela vison* SCHREBER, 1777) der Fall.

In Abb. 1 sind zwei Schädel von ausgewachsenen *Mustela vison ingens* (OSGOOD 1900) – ♂♂ gegenübergestellt, die in der Schädellänge einen Unterschied von 13 mm aufweisen. Da es sich um Individuen einer Unterart handelt (BÄHRENS 1960), scheiden Unterartbesonderheiten bei dem Vergleich von vornherein aus. Umso mehr überrascht die Formenwandlung. Besonders deutlich ist die relative Abnahme des Hirnschädels im Verhältnis zum Gesichtsschädel vom kleinen zum großen Individuum. Betrachtet man eine Vielzahl von kleinen und großen Nerzschädeln, dann ist das Bild weniger eindeutig, da es durch eine in jeder Größenstufe vorhandene Variation überlagert wird. Exakte Aussagen über größenbedingte Formveränderungen einzelner Schädelabschnitte und Merkmale, die nicht nur für Einzelindividuen gelten, sondern für die untersuchte Gruppe allgemeine Gültigkeit haben, sind daher auf Grund nur vergleichender Betrachtung kaum möglich. Genaue Aufschlüsse darüber können auch nicht mit Hilfe von Relativwerten gewonnen werden, sondern nur mittels Methoden der Allometrie. Diese ermöglichen es, die generellen Proportionswandlungen eindeutig zu erfassen, sie gegeneinander abzugrenzen und größenbedingte Wandlungen von darüber hinaus bestehenden Formunterschieden zu trennen. Dazu werden die einzelnen Meßwerte in ihrer Beziehung zur Gesamtgröße oder einem Teil davon graphisch dargestellt und die durch die Punktescharr hindurchlaufende Allometriegerade in ihrer Steigung (a) berechnet. (Zur Methodik siehe u. a. RÖHRS 1959, 1961).

Als Beispiele einer Analyse von Proportionswandlungen mögen 92 Schädel von ♂♂ des nordamerikanischen Nerzes dienen.

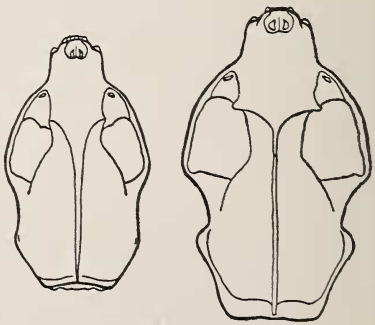

Abb. 1. Mustela vison ingens, Schädel adulter ♂♂ in gleichem Maßstab

Ich nahm an ihnen eine Reihe von Maßen, die für die Formgestaltung des Schädels wesentlich erschienen (Abb. 2) und errechnete die Allometriekonstante (a) für die folgenden Beziehungen[1]:

Hirnschädelkapazität	: Schädellänge	a = 0,4438	r^2 = 0,687	zw = 0,31
Hirnkapsellänge	: Schädellänge	a = 0,7667	r = 0,848	zw = 0,31
Hirnkapselbreite	: Schädellänge	a = 0,6482	r = 0,734	zw = 0,31
Länge der Zahnreihe des Oberkiefers	: Schädellänge	a = 0,9871	r = 0,896	zw = 0,31
Breite der Zahnreihe des Oberkiefers	: Schädellänge	a = 0,8632	r = 0,741	zw = 0,31

Die Werte für die Steigung der Allometriegeraden machen eindeutig, daß sich alle untersuchten Maße negativ allometrisch verhalten, und daß das Ausmaß der negativen Allometrien sehr verschieden ist. Die stärkste relative Abnahme von kleinen zu großen Individuen zeigt das Gehirn. Wie auch von anderen Säugern bekannt ist, besitzen die großen ♂♂ beim Nerz im Verhältnis zur Gesamtgröße ein kleineres Gehirn als die kleinen. Auch die Hirnkapsellänge und -breite bleiben im Verhältnis zur Schädellänge von kleinen zu großen Individuen zurück. Auf Grund der berechneten a-Werte sind aber nicht nur präzise Aussagen über die Größenänderung der einzelnen Maße im Verhältnis zur Gesamtgröße (Bezugsgröße) möglich, sondern es können auch Korrelationen von Teilabschnitten des Schädels beurteilt werden.

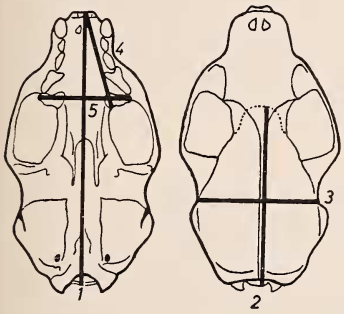

Abb. 2. In dieser Arbeit untersuchte Schädelmaße
1 – Abstand Incisiven – Supraoccipitale (Schädellänge)
2 – Hirnkapsellänge
3 – Hirnkapselbreite
4 – Länge der Zahnreihe des Oberkiefers
5 – Breite der Zahnreihe des Oberkiefers

Die Allometriekonstante der Hirnkapselbreite ist kleiner als die der Hirnkapsellänge. Dies bedeutet, daß die Breite des Hirnschädels von kleinen zu großen Nerz-♂♂ in geringerem Verhältnis zunimmt als die Länge. Mit steigender Gesamtgröße erfolgt also eine Streckung des Hirnschädels. Die Hirnkapselhöhe konnte wegen meßtechnischer Schwierigkeiten nicht exakt bestimmt werden. Dennoch lassen die Allometriekonstanten der drei übri- Hirnmaße einen Schluß auf ihr allometrisches Verhalten zu:

Berechnet man die Allometriekonstanten der Seitenlinien einer Reihe von unterschiedlich großen Quadern und stimmen diese überein, dann folgert daraus grundsätzlich ein gleicher Wert für die Allometriekonstante des Volumens dieser Quader. Diese Gesetzmäßigkeit auf die speziellen Verhältnisse am Hirnschädel des Nerzes übertragen, berechtigt zu der Folgerung: Da für die Länge und Breite der Hirnkapsel höhere Allometriekonstanten als für die Hirnschädelkapazität errechnet wurden, muß sich das auf die Allometriekonstante der 3. Dimension, der Höhe, auswirken. Große Schädel von *Mustela vison*-♂♂ sind daher im Verhältnis zu kleinen im allgemeinen relativ erheblich flacher bzw. zeigen eine geringere Aufwölbung der Hirnkapsel.

Die Kenntnis allometrischen Verhaltens des Hirnschädels gestattet auch eine Beurteilung des Gesichtsschädels. Da sich die Hirnkapsellänge negativ allometrisch verändert, ist zu erwarten, daß sich der Gesichtsteil entsprechend positiv allometrisch ver-

[1] nach der Formel $a = \frac{(x_i - Mx)(yi - My)}{(x_i - Mx)^2}$

[2] Der Korrelationskoeffizient (r) drückt die Bindung der Einzel-Werte an die Allometriegerade aus. Diese ist als representativ für den Verlauf der Punkteschaar anzusehen, wenn der r-Wert bei einer Sicherheitswahrscheinlichkeit von 0,27 % die Höhe des sog. Zufallshöchstwertes erreicht oder übertrifft.

hält (Klatt 1949). Sein Anteil am Schädel steigert sich mit zunehmender Größe (s. a. Abb. 1). Ein wesentlicher Abschnitt des Gesichtsschädels wird von der Zahnreihe eingenommen. Diese zeigt aber überraschenderweise keine positive Allometrie, sondern nur einen a-Wert von 0,9871. Es erhebt sich daher die Frage, wie diese Diskrepanz zu deuten ist.

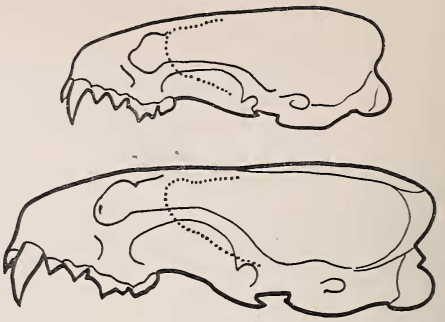

Abb. 3. Unterschiedlich große Schädel von *Mustela vison* – ♂♂. Die Siebbeinplatte verschiebt sich vom kleinen zum großen Individuum in ihrer Lage zum Hinterrand der Molaren

Zur Klärung wurden einige sehr unterschiedlich große Schädel aufgesägt und die Lage der Siebbeinplatte zum Gebiß untersucht. Dabei wurde augenscheinlich, daß die Siebbeinplatte bei kleinen Schädeln rostral deutlich über den Hinterrand der Molaren des Oberkiefers ragt, bei großen ihn aber höchstens erreicht (Abb. 3). Daß es sich nicht um Sonderfälle handelte, ergab sich aus der rechnerischen Nachprüfung an zahlreichen Individuen. Bei kleinen Schädeln war die Summe der Hirnkapsellänge + Gebißlänge stets höher als die Länge Supraoccipitale – Incisiven (Schädellänge), bei großen Schädeln dagegen gleichgroß bzw. niedriger. Es verändert sich also die Lage der Siebbeinplatte zum Hinterrand der Molaren. Die Siebbeinplatte wird mit der von kleinen zu großen Individuen erfolgenden relativen Verkürzung der Hirnkapsel weiter kaudal verlagert, während sich die Position des Hinterrandes der Molaren nicht oder kaum verändert, da sich die Länge der Zahnreihe zur Schädellänge annähernd isometrisch verhält. Es erfährt also nur der Teil des Gesichtsschädels oberhalb des Zahnbereichs eine relative Vergrößerung. Der Nasenraum verlängert sich relativ bei Zunahme der Gesamtgröße.

Demgegenüber macht die Allometriekonstante der Gebißbreite deutlich, daß diese von kleinen zu großen Nerz-♂♂ relativ abnimmt. Da der a-Wert für die Gebißbreite jedoch höher ist als der für die Hirnkapselbreite, erfolgt bei steigender Gesamtgröße im Gesichtsschädel eine relative Verbreiterung gegenüber dem Hirnschädel.

Alle diese nur kurz umrissenen Beziehungen geben einen Einblick in das Bild der mit unterschiedlicher Größe verknüpften umfangreichen Proportionswandlungen am Nerzschädel. Es verändert sich das Gesamtbild und damit auch viele Einzelmerkmale. Die Lage der Siebbeinplatte zum Hinterrand der Molaren z. B. läßt sich als charakteristisch für jeweils nur eine bestimmte Schädelgröße kennzeichnen. Weder eine rundlich aufgewölbte Hirnkapsel ohne Crista, noch eine gestreckte, flache Hirnkapsel mit kräftigen Cristae können als typisch für Schädel von *Mustela vison* oder für eine der Unterarten angesehen werden, sondern in diesen Formen findet nur die Gesamtgröße ihren entsprechenden Ausdruck. In solchen Fällen schwanken Relativwerte nicht nur wegen der üblichen Variation der Merkmale, sondern sie ändern sich mit jeder Größenstufe. Eine Beurteilung wird sehr schwierig, und Relativwerte bilden keine sichere Grundlage für taxonomische Bewertungen.

Die Berücksichtigung dieser Tatsachen ist für die Arbeit des Systematikers von grundlegender Bedeutung. Darauf haben bereits Klatt (1913) und Huxley (1932) hingewiesen. Besondere Merkmale eines einzelnen oder einer Anzahl in der Größe nur wenig unterschiedlicher Individuen dürfen daher nicht als typisch bezeichnet werden, bevor nicht durch eine Analyse von in der Größe wesentlich differierender Schädel geklärt ist, in welchem Ausmaß sich die entsprechenden Merkmale größenabhängig verändern. Hierzu sind Methoden der Allometrie unerläßlich. Sie ermöglichen es uns

zudem, die von RÜTIMEYER angeregte und von KLATT immer wieder geforderte anatomisch-physiologische Betrachtungsweise, die das Zusammenspiel der einzelnen Kopforgane in den Mittelpunkt stellt, weiter zu verfeinern, hierfür den „morphologischen Blick" zu schulen und den Aussagen, die sich auf Strukturen gründen, eine feste Basis zu geben.

Zusammenfassung

An 92 Schädeln nordamerikanischer Wildnerzmännchen (*Mustela vison*) werden die generellen Proportionswandlungen von kleinen zu großen Schädeln mit Hilfe von Methoden der Allometrie analysiert. Es zeigt sich, daß Hirnschädelkapazität, Hirnkapsellänge, -breite, Gebißlänge und -breite von kleinen zu großen adulten Individuen relativ abnehmen. Das Ausmaß der negativen Allometrien ist dabei sehr verschieden. An mehreren Beispielen wird aufgezeigt, daß die Berechnung von Allometriekonstanten (a) auch eine differenzierte Beurteilung von Korrelationen der Teilabschnitte des Schädels gestattet, welches auf andere Weise etwa durch Vergleiche von Relativwerten, nicht möglich ist. Die allgemeine Bedeutung der Allometrieforschung „zur Schulung des morphologischen Blicks" wird damit erneut herausgestellt.

Literatur

BÄHRENS, D. (1960): Über den Formenwandel des Mustelidenschädels. Allometrische Untersuchungen an Schädeln von *Mustela vison, Mustela lutreola, Mustela nivalis* und *Martes martes;* Morphol. Jahrbuch 101, 2. — HUXLEY, J. (1932): Problems of relative growth; London. — KLATT, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere; Arch. f. Entwckl.-Mech. 36. — RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung; Z. w. Z. 162, 1/2. — RÖHRS, M. (1961): Allometrie und Systematik; Ztschr. Säugetierkd. 26. — RÜTIMEYER, L.: Die Fauna der Pfahlbauten. Basel 1861.

Anschrift des Verfassers: Dr. DIETER BÄHRENS, Institut für Haustierkunde, Kiel, Neue Universität

Abstammung und Rassebildung der vorkolumbianischen Haushunde in Südamerika[1]

Von Manfred UECK

Aus dem Institut für Haustierkunde der Cristian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Wolf Herre

Eingang des Ms. 27. 3. 1961

I. Zur Abstammung der vorkolumbianischen Haushunde Amerikas

Das Vorkommen von Haushunden in Südamerika zu präkolumbianischer Zeit wird nicht bezweifelt; die Meinungen über ihre Abstammung und Rassebildung gehen jedoch

[1] Anlaß zu dieser Arbeit gab das Skelettmaterial vorkolumbianischer Haushunde, das Prof. Dr. W. HERRE und Dr. M. RÖHRS 1956/57 von einer Südamerikaexpedition mitbrachten. Herrn Prof. Dr. W. HERRE danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für mannigfache wissenschaftliche Unterstützung. Der Deutschen Forschungsgesellschaft gilt der Dank für die Finanzierung der Arbeit.